

Le *Tupaia belangeri*: caractérisation de l'espèce et connexions horizontales des neurones de la couche 2/3 dans le cortex visuel primaire

Dr. François MOOSER
Département de Médecine, Division Anatomie,
rte Albert-Gockel 1, CH-1700 Fribourg
E-mail: francois.mooser@unifr.ch

1. Généralités sur les Tupaïas

Les Tupaïas¹, qui sont des mammifères, appartiennent à la grande famille des *Tupaïidae* (ordre des Scandentia) comprenant 18 espèces vivant en Asie du sud et du sud-est. A l'intérieur de cette famille on distingue deux groupes: les *Ptilocercinae* et les *Tupaïinae* (Lyon, 1913; Steele, 1913). Le groupe *Ptilocercinae* contient une espèce nocturne, tandis que les *Tupaïinae* englobent les espèces diurnes qui sont – *Tupaia* (11 espèces, dont le *Tupaia belangeri* vivant en Indochine), *Anagale* (1 espèce des Indes), *Lyonogale* (2 espèces), *Urogale* (1 espèce des Philippines) et *Dendrogale* (2 espèces) –. Les Tupaïas sont relativement petits (poids: 45-350 g, taille: 10-25 cm), et sont généralement omnivores avec une prédilection pour les petits animaux (généralement les arthropodes) et des petits fruits. Ils ressemblent aux écureuils de chez nous de par leur morphologie extérieure et leur manière de vivre. En effet beaucoup d'entre eux passent la plupart de leur temps dans les arbres. Cependant d'autres sont exclusivement terrestres. Mais la plupart des espèces, dont le *Tupaia belangeri*, vivent à moitié dans les arbres et à moitié sur le sol sur lequel ils trouvent leur nourriture. Les Tupaïas terrestres (vivant sur le sol) sont généralement plus grands avec une queue plus courte que ceux vivant exclusivement ou en partie dans les arbres (Martin, 1990). Cette

¹Le terme «Tupaia» est traduit en anglais par «Tree shrew» et en allemand par «Spitzhörnchen». En français, on le traduit à partir de l'anglais par «Musaraigne des arbres». Pour éviter toute confusion avec la musaraigne de chez nous, le terme Tupaia est utilisé ici aussi bien pour désigner le nom de l'animal englobant les 18 espèces existantes (= tree shrew en anglais) que le groupe spécifique (= *Tupaia*) faisant partie des espèces diurnes (*Tupaïinae*). Sauf précision dans la dénomination, le terme «Tupaia» sera donc utilisé au sens large pour désigner l'ensemble de toutes les espèces.

ressemblance entre les Tupaïas et les écureuils amène les Malaisiens à utiliser le mot «tupai» (à partir duquel le mot Tupaia est dérivé) pour nommer aussi bien les écureuils que les Tupaïas (Le Gros Clark, 1924).

2. Phylogénèse des Tupaïas

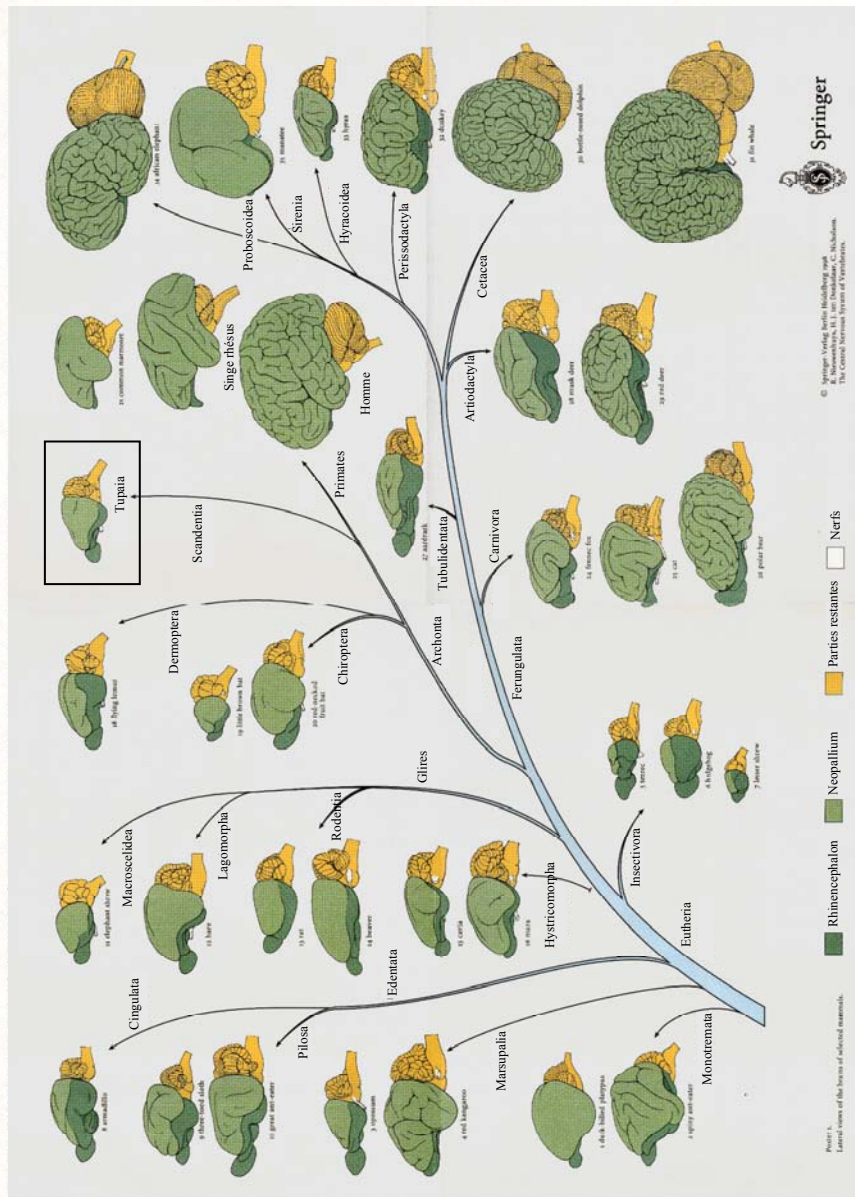
Pendant de nombreuses décennies il a subsisté un débat au sujet de la classification des Tupaïas. Certains auteurs (Haeckel, 1866; Weber, 1928) les ont considérés comme faisant partie de l'ordre des Insectivores. Tandis que d'autres comme Gregory (1910, 1913) ont suggéré de les classer dans l'ordre des Archonta, branche commune avec les primates.

Le cerveau du Tupaia, dépourvu de circonvolutions (= lissencéphalique), montre une réduction des régions habituellement en relation avec le sens de l'olfaction et un système visuel élaboré, en particulier le cortex visuel (substance grise contenant 6 couches dans lesquelles se trouvent les neurones) s'apparentant à celui des primates. Cette ressemblance du cortex visuel avec celui des primates est encore plus marquée si l'on regarde de plus près la structure de la 4^{ème} couche (contenant des cellules granulaires). En effet cette dernière est traversée au milieu par une fine couche de substance blanche (contenant les fibres myélinisées d'association des neurones) appelée Linea de Gennari (Le Gros Clark, 1924; Fig. 3). De plus la morphologie extérieure des oreilles du Tupaia est remarquablement similaire à celle des primates. Ces similitudes ont amené beaucoup d'auteurs à classer les Tupaïas dans l'ordre des primates (Le Gros Clark, 1959; Buettner-Janush, 1966; Napier and Napier, 1967). Mais les Tupaïas diffèrent des primates sur plusieurs points. Leurs yeux sont plus petits, deux principaux sillons cérébraux (sillon latéral ou de Sylvius et le sulcus calcarinus), que l'on trouve chez les primates, font défaut chez le Tupaia (cerveau lissencéphalique!) (Martin, 1990). Finalement, ce n'est qu'en 1972 que le Tupaia est classifié par Butler dans l'ordre des Scandentia (branche séparée provenant de l'ordre des Archonta) (Fig. 1).

3. Système visuel chez le *Tupaia belangeri*

3.1 Introduction

Quand nous nous promenons dans la nature, nous observons les paysages décrivant des montagnes, des forêts, ...etc. A chaque fois que nous regardons quelque chose, notre cerveau détecte alors, via la rétine, la forme des objets, ses contours. Pour cela, des cellules nerveuses appelées neurones deviennent actives. Certaines d'entre elles reconnaissent des formes rectangulaires, d'autres des



(modifié de Nieuwenhuys et al., 1998)

Figure 1. Poster représentant les différents cerveaux chez les mammifères avec leur classification phylogénétique. Le cerveau situé dans le rectangle représente celui du Tupaia.

formes circulaires, ...etc. Parmi les cellules reconnaissant des formes rectangulaires, certaines d'entre elles vont détecter une orientation spécifique de la forme (par exemple une horizontale (0°) ou encore une verticale (90°), ...etc.). Ces types de cellules deviennent alors sélectives (spécialisées) pour une orientation spécifique. Dans la nature, les éléments sont orientés dans des directions très diverses. Un bon exemple concerne les orientations des branches d'un arbre qui peuvent être associées à des stimuli pour notre cerveau, lesquels vont activer toute une série de neurones spécialisés pour des orientations spécifiques des branches de l'arbre. Par exemple, certains neurones sont activés par des branches horizontales de l'arbre, d'autres par des branches verticales, ... etc.

Le but de ce travail est de mieux comprendre ces phénomènes en utilisant un modèle animalier proche de l'homme (primates) dans sa phylogénèse: le *Tupaia belangeri*. La question que l'on se pose est la suivante: les neurones reconnaissant la même orientation sont-ils connectés (par des branches axonales) entre eux? Si c'est le cas, quelle est l'architecture de ces connections? Y-a-t-il une relation entre la géométrie de ces connections neuronales et l'orientation spécifique détectée (préférée) par ces cellules?

Pour tenter d'apporter une réponse à toutes ces questions, des études électrophysiologiques ont été faites avec des animaux anesthésiés. Ce travail a été réalisé aux Etats-Unis et les résultats ont été présentés dans deux congrès: 1. Congrès Américain de la Société des Neurosciences (New Orleans, 2000; Mooser et al., 2000); 2. Union des Sociétés Suisses de Biologie Expérimentale (Lugano, 2002; Mooser et al., 2002).

3.2 *Connections horizontales des neurones de la couche 2/3 dans le cortex visuel primaire*

Toutes les procédures expérimentales ont été approuvées par le «Duke University Institutional Animal Care and Use Committee» et réalisées en conformité avec les règlements publiés par le «National Institutes of Health».

Tout d'abord il convient de définir les unités suivantes: 5 degrés [deg, °] (= 5 cm dans la présente étude) dans le champ visuel = ~ 1 mm dans le cortex visuel primaire.

Chez le *Tupaia* trois types de connections neuronales ont été décrites au niveau du cortex visuel primaire (Area 17 ou V1): les connections radiales ou verticales entre les différentes couches, les connections callosales reliant les deux hémisphères et les connections horizontales ou tangentielles qui sont décrites dans cette présente étude. Ces connections horizontales sont formées à partir de cellules pyramidales localisées dans la couche 2/3 (200-400 μm de profondeur) du cortex visuel, relient des neurones avec des orientations préférentielles similaires et sont distribuées le long d'un axe collinéaire, c'est-à-dire que leurs champs récepteurs sont alignés le long d'un axe du champ visuel dont l'orientation correspond à l'orientation préférentielle de ces cel-

lules (Bosking et al., 1997; Fig. 2). Dans la figure 2, les connections horizontales peuvent s'étendre jusqu'à 4 mm dans l'aire 17 (20° dans le champ visuel) et se caractérisent par une spécificité modulaire et axiale. Cette cartographie du cortex visuel a été obtenue par imagerie optique, technique non-invasive utilisant une caméra positionnée au-dessus du cortex illuminé avec une lumière d'une longueur d'onde d'environ 600 nm (orange). Une série de barres stimulantes (= stimuli rectangulaires) de 2 orientations différentes (0° et 90°) sont présentées sur un écran placé devant l'animal anesthésié. Ces stimuli activent des zones du cortex visuel jusqu'à une profondeur d'environ 400 µm (couche 2/3). Ensuite un site correspondant à une zone répondant à un stimulus orienté à 90° est choisi pour y injecter un traceur antérograde, la biocytine. Cette dernière est révélée par immunohistochimie et permet de visualiser des boutons (= terminaisons axonales) représentés en gris sur la figure. La figure illustre des régions noires qui ont été activées par une barre stimulante orientée à 90°, tandis que les régions blanches l'ont été par une barre orientée à 0°. Les boutons se concentrent dans les zones noires (spécificité modulaire) et le long d'un axe du champ visuel orienté à 90° (spécificité axiale) correspondant à l'orientation préférée du site d'injection, d'où le terme d'anisotropie.

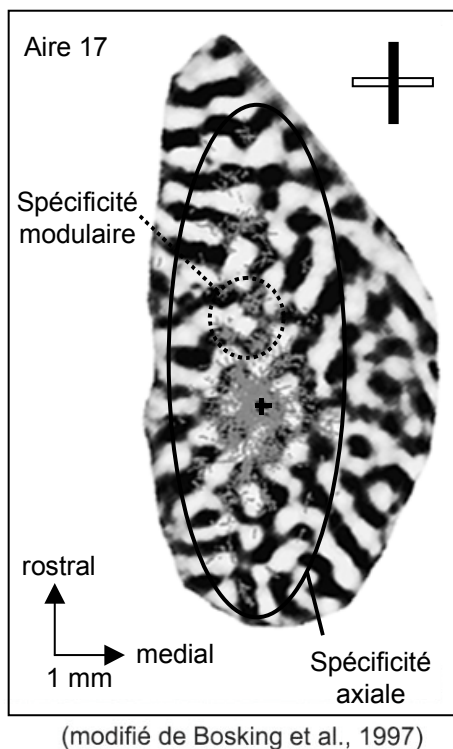


Figure 2.

Cortex visuel primaire (aire 17) du *Tupaia belangeri* activé par des barres stimulantes verticales (en noir) et horizontales (en blanc). Le site d'injection de la biocytine est montré par une croix noire dans une région du cortex (noire) activée par un stimulus vertical (90°). La distribution des boutons (en gris) montre à la fois une spécificité modulaire (cercle pointillé) et axiale (ellipse).

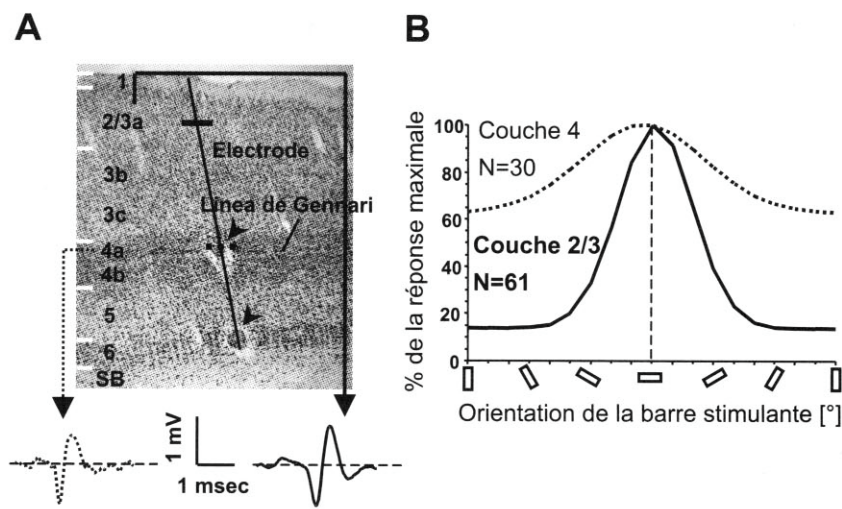
Cette remarquable anisotropie des connections horizontales, spécifique à l'orientation préférentielle du site d'injection, amène à conduire des investigations électrophysiologiques afin de démontrer ce phénomène.

La sélectivité (préférence) à une orientation spécifique des neurones a été décrite pour la première fois par Hubel et Wiesel en 1962 chez le chat où ils proposent un modèle feed-forward. Ce modèle implique qu'une cellule de la couche 4 reçoit des inputs convergents excitateurs à partir d'une population de neurones du corps genouillé latéral (CGL, groupe de neurones servant de relais dans la transmission nerveuse du système visuel; il y a tout d'abord des voies rétino-géniculées et géniculocorticales) formant une région fortement orientée dans le champ visuel. Dans ce modèle, ces inputs géniculés sont très spécifiques à une orientation donnée (well-tuned for orientation) comme cela a été démontré de par leur organisation spatiale (Tanaka, 1983; Reid and Alonso, 1995) et confirmé par des expériences d'inactivations corticales (Ferster et al., 1996; Chung and Ferster, 1998).

Chez le Tupaia, cette sélectivité à l'orientation dans la couche 2/3 est démontrée électrophysiologiquement (Fig. 3). La figure 3A illustre une section colorée au violet de cresyl et montre deux exemples de lésion électrolytiques faites après chaque pénétration (flèches) afin de faciliter les reconstructions histologiques. Une série de pénétrations verticales ont été faites à travers les différentes couches du cortex. Pour s'assurer à ce que la micro-électrode enregistre l'activité des corps cellulaires neuronaux situés dans la couche 4 et non celle des afférences géniculées (fibres géniculocorticales caractérisées par une forme monophasique de leurs potentiels d'action), la forme biphasique des potentiels d'action fut systématiquement vérifiée dans la couche 4 et comparée à celle de la couche 2/3 (Bishop et al., 1962). Sur la figure 3B, les deux courbes montrent une population de 30 neurones dans la couche 4 et de 61 neurones dans la couche 2/3 respectivement. Dix-huit orientations différentes (de 0° à 170° et par intervalle de 10°) ont été présentées avec une barre stimulante blanche d'une longueur d'environ 20 deg et de largeur de 1 deg sur un fond d'écran noir (full-contrast). Cinq répétitions sont faites pour chaque orientation. Le stimulus balaie le champ récepteur de la cellule avec une vélocité de 10-20 deg/s. Ce type d'expérience porte le nom de «Orientation tuning».² La sélectivité à une orientation spécifique est très

² La sélectivité à une orientation spécifique a été quantifiée à partir des courbes de Gauss. Chaque courbe obtenue (ayant une forme similaire à une courbe de Gauss) lors des mesures électrophysiologiques a été systématiquement transformée en une courbe de Gauss caractérisée par 4 paramètres tenant compte de l'activité minimale de la cellule (p1), de l'amplitude de la courbe (p2 = activité maximale – activité minimale), de la position de l'activité maximale sur l'abscisse (p3) et de la largeur de la courbe au niveau de 50% de son amplitude (p4). L'équation utilisée pour cette transformation est la suivante: $\text{Activité cellulaire} = p1 + p2 * e^{-((x-p3)/p4)^2}$. La sélectivité à une

grande dans la couche 2/3, tandis que les cellules de la couche 4 ont une faible sélectivité à l'orientation comme cela avait été suggéré dans le passé (Humphrey and Norton, 1980a; Humphrey et al., 1980b). Chacune des deux courbes de Gauss a été obtenue en normalisant les courbes gaussiennes de chaque neurone à 0° (stimulus horizontal), c'est-à-dire en déplaçant les maxima à la valeur de 0° et en faisant ensuite la moyenne des courbes normalisées. Cette procédure facilite ainsi la comparaison entre les deux couches.



(Mooser et al., 2000, 2002)

Figure 3. Expérience d'«Orientation tuning» dans le cortex visuel primaire. **A.** Section coronale du cortex colorée au violet de crésyl. Les flèches indiquent les lésions électrolytiques et l'électrode d'enregistrement (microélectrode) est représentée par un trait noir. Les deux potentiels d'actions ont une forme biphasique, caractéristique aux corps cellulaires. La Linea de Gennari au milieu de la couche 4 est également représentée. SB = substantia alba. **B.** Courbes montrant, pour des populations de neurones, la sélectivité à une orientation spécifique du stimulus.

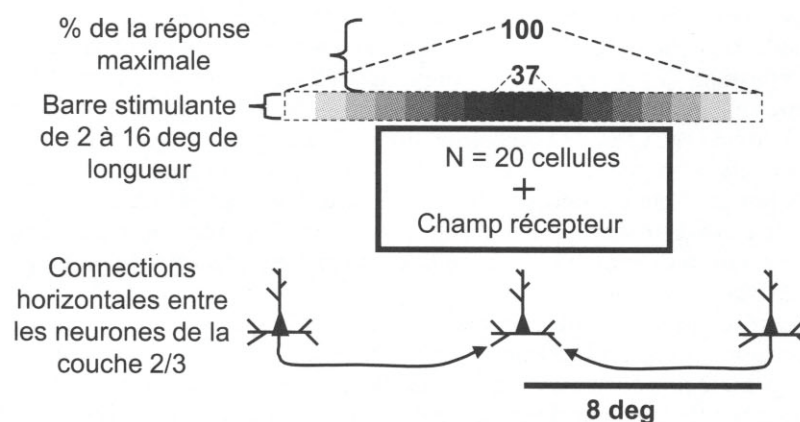
orientation spécifique (= OSI pour Orientation Selectivity Index) a été quantifiée en tenant compte de p_1 , p_2 , p_4 et le nombre d'orientations des stimuli (18): $OSI = (p_2/(p_1+p_2)) * (1-p_4/18) * 100$. Les valeurs de OSI s'échelonnent entre 0 (pas de sélectivité à l'orientation) à 100 (sélectivité maximale). Les 61 neurones de la couche 2/3 et les 30 neurones de la couche 4 ont un OSI moyen de 74 et de 28 respectivement.

A partir de ces résultats, il est intéressant de constater que le champ récepteur de chaque neurone de la couche 2/3 est allongé de façon significative le long de l'axe du champ visuel correspondant à l'orientation préférée de la cellule enregistrée (rapport moyen Longueur/largeur = 2.4) (Fig. 4). Comme le montre la figure, les dimensions moyennes du champ récepteur sont de l'ordre de 10 deg x 4 deg. Les champs récepteurs sont mesurés en utilisant la technique de la réponse minimale (minimum response technique), c'est-à-dire qu'une barre stimulante orientée préférentiellement (pour déterminer les deux bordures délimitant la longueur du champ récepteur) et orthogonalement à l'orientation préférée (pour déterminer les deux bordures délimitant la largeur du champ récepteur) se déplace sur l'écran jusqu'à ce que le son provoqué par le potentiel d'action soit perceptible en dehors de l'activité spontanée.

La figure 4 illustre dans la couche 2/3 le fait que si la barre stimulante augmente en longueur – en partant d'une longueur de 2 deg pour aller jusqu'à 36 deg, positionnée au centre du champ récepteur de la cellule et parallèle à l'axe correspondant à l'orientation préférée de la cellule –, la réponse de la cellule augmente (sommation de l'activité) jusqu'à un plateau qui est atteint à partir d'une longueur de 16 deg. Les autres paramètres (intensité, vitesse et largeur du stimulus) sont les mêmes que pour l'« Orientation Tuning » et ce type d'expérience porte le nom de « Length Tuning ». La figure 4 illustre très bien cette sommation de l'activité cellulaire. Au fur et à mesure que la barre augmente en longueur, l'activité augmente à l'intérieur et à l'extérieur du champ récepteur de la cellule. Ceci est vrai pour chacune des cellules enregistrées. Le fait que l'activité cellulaire continue d'augmenter lorsque la longueur du stimulus dépasse celle du champ récepteur reflète de façon remarquable le rôle joué par les connexions horizontales. De plus le plateau atteint à partir d'une longueur de 16 deg est conforme à l'étendue moyenne des connexions horizontales de la couche 2/3 (~17 deg dans le champ visuel; Bosking et al., 1997).

Cette participation des connexions horizontales à la sommation de l'activité cellulaire dans la couche 2/3 amène à démontrer clairement la spécificité axiale et modulaire de ces connexions. Une technique impliquant des stimuli Gabor a été utilisée. Comme le montre la figure 5A.1, ces types de stimuli sont composés d'une série de petites barres stimulantes noires d'ondes sinusoïdales (= sine-wave grating) combinée avec une composante gaussienne (Field et al., 1993). La composante «grating» du stimulus Gabor est animée sans déplacer la composante gaussienne, résultant en un «sine-wave grating» qui fait des déplacements aller et retour à l'intérieur de la fenêtre stationnaire de Gauss. Les stimuli ont un diamètre de 5 deg et la période du «sine-wave grating» est de 2 deg. Les expériences impliquant des stimuli Gabor portent le nom de «Axis Tuning».

Au début de chaque expérience, une expérience d'«Orientation Tuning» est réalisée afin de déterminer à quelle orientation du stimulus la cellule



(Mooser et al., 2000, 2002)

Figure 4. Sommation de l'activité des neurones de la couche 2/3 lors de l'augmentation de la longueur de la barre stimulante («Length tuning») et corrélation entre la longueur du stimulus, à partir de laquelle le plateau (= réponse maximale à 100%) est atteint, et l'étendue moyenne des connexions horizontales.

répond le mieux (Fig. 5B). La figure 5B montre les courbes de 3 cellules (noir, gris foncé et gris clair). Ces 3 cellules sont reprises dans les graphiques de la figure 5C. Puis l'orientation du composant «grating» du stimulus Gabor est choisie de telle sorte qu'il corresponde le mieux possible à l'orientation préférée de la cellule (Fig. 5A.1). Il s'agit du stimulus Gabor contrôle présenté au centre du champ récepteur de la cellule au début de chaque expérience et qui est illustré par un trait horizontal discontinu sur les graphiques (Fig. 5C). Puis une série de 7 stimuli Gabor disposés linéairement – un stimulus Gabor contrôle flanqué de 3 stimuli de chaque côté – sont présentés sur l'écran le long de 8 axes différents (Fig. 5A.2). Ces 7 stimuli Gabor couvrent une distance de 40 deg dans le champ visuel. La figure 5A.2 montre un exemple d'expérience «Axis Tuning» pour une cellule répondant préférentiellement à une orientation de 150° (Fig. 5B, en gris clair). Dans un premier temps, tous les stimuli Gabor possèdent la même orientation (= Stimuli Gabor iso-orientés). Lorsque l'orientation des stimuli Gabor est la même que celle de l'axe qu'ils forment, l'arrangement est collinéaire (flèches sur la figure 5A.2, C). Sur la figure 5C, les résultats montrent clairement une facilitation (un maximum d'activité) le long de l'axe collinéaire. Cette facilitation observée dans la couche 2/3 le long de l'axe collinéaire corrèle remarquablement bien avec

l'anisotropie des connections horizontales, spécifique à l'orientation préférentielle des cellules. Cette corrélation observée est d'autant plus frappante si l'on considère les graphiques polaires illustrés sur la figure 6. Cette figure montre une comparaison directe des résultats obtenus à partir de l'électrophysiologie avec ceux de l'anatomie. Sur ces deux graphiques, tous les sites (sites d'injection pour l'anatomie; cellules pour l'électrophysiologie) individuels (en gris) ont été normalisés à 100% pour leur réponse maximale et le long de l'axe de 0° en tournant chaque courbe par le nombre de degrés égal à l'orientation préférentielle de la cellule enregistrée (électrophysiologie) ou du site d'injection (anatomie).

Ces résultats soulèvent le problème de vérifier la spécificité modulaire des connections horizontales. Pour y répondre, une expérience «Axis Tuning» analogue à la précédente est réalisée à la différence que dans ce cas, les 3 stimuli Gabor flanqués de chaque côté du stimulus Gabor central contrôle ont une orientation orthogonale par rapport à ce dernier (Fig. 5A.2). Les résultats montrent clairement de par les courbes plates que la spécificité à une orientation donnée des effets facilitateurs observés le long de l'axe collinéaire concorde parfaitement avec la spécificité modulaire des connections horizontales (Fig. 5C).

3.3 Conclusions

À la vue des résultats des expériences d'«Orientation Tuning», il est intéressant de constater les similitudes entre les Tupaïas et les primates en ce qui concerne la faible sélectivité à une orientation spécifique observée dans la couche 4 (Hubel and Wiesel, 1977; Blasdel and Fitzpatrick, 1984; Hawken and Parker, 1984; Blasdel, 1992). De plus les connections horizontales liant de façon sélective des neurones ayant des orientations préférentielles semblables (spécificité modulaire) ont été décrites chez le singe et le chat (Gilbert and Wiesel, 1989; Malach et al., 1993). Ces résultats sont d'autant plus intéressants que la phylogénèse place le Tupaia et le macaque dans l'ordre commun des Archonta (Fig. 1).

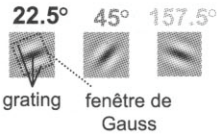
Les expériences de «Length Tuning» et d'«Axis Tuning» ont permis de mettre en corrélation l'électrophysiologie avec l'anatomie des connections horizontales chez le Tupaia. Le maximum d'activité cellulaire (plateau) obtenu lors des expériences de «Length Tuning» montre à quel point les connections horizontales participent à la réponse cellulaire. Quant aux expériences d'«Axis Tuning», elles ont permis de mettre en évidence la corrélation entre la facilitation observée le long de l'axe collinéaire et l'anisotropie des connections horizontales, spécifique à l'orientation préférentielle des cellules.

En conclusion, les connections horizontales contribuent aux propriétés spatiales des champs récepteurs des neurones de la couche 2/3.

A "Axis Tuning"

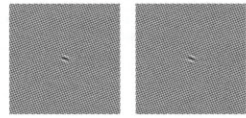
A.1

Stimulus Gabor contrôle
présenté au centre du
champ récepteur de
chaque cellule de B

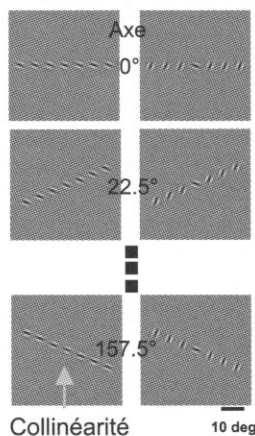


A.2

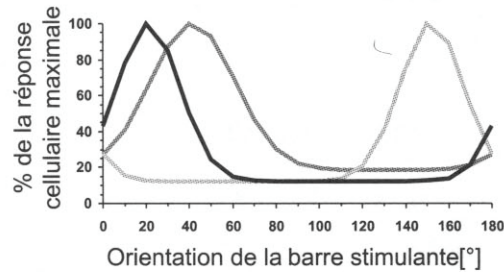
Stimulus Gabor contrôle



Stimuli Gabor iso-orientés Stimuli Gabor voisins ortho-orientés

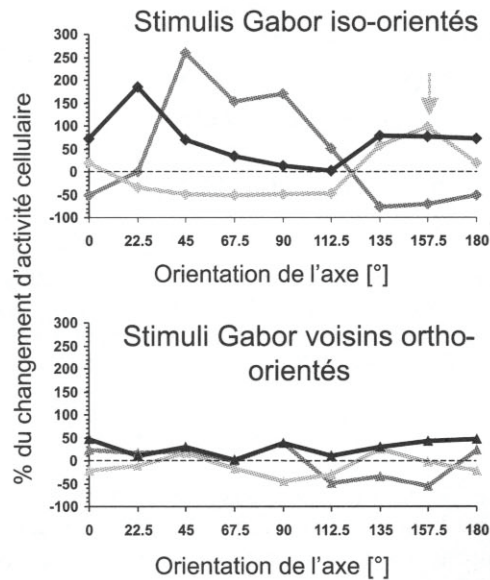


B "Orientation Tuning"



C

Résultats



(Mooser et al., 2000, 2002)

Figure 5. Expérience d'«Axis tuning» dans le cortex visuel primaire. **A.** Illustration de l'expérience. **A.1** Explications d'un stimulus Gabor. Les différentes orientations correspondent à celles des 3 cellules illustrées en **B.** (noir, gris foncé et gris clair). **A.2** Explication de l'expérience proprement dite (voir texte). **B.** Au début de chaque expérience d'«Axis tuning», une expérience d'«Orientation tuning» est réalisée en présentant sur l'écran des barres stimulantes de différentes orientations. Chacune des courbes illustre une cellule. **C.** Résultats obtenus (voir texte).

Stimuli Gabor iso-orientés

Electrophysiologie

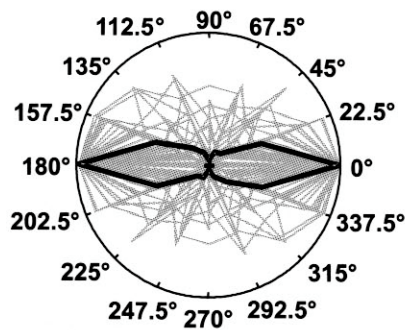
Anatomie

— Sites individuels

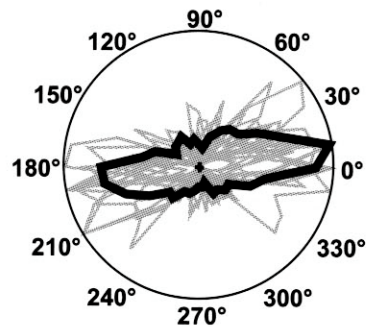
— Médian

N=35 cellules (sites)

N=11 sites d'injection



(Mooser et al., 2000,2002)



(Bosking et al., 1997)

Figure 6. Corrélation entre les expériences électrophysiologiques décrites dans cette présente étude et celles de l'anatomie décrites par Bosking et al., 1997 montrant l'élongation des connexions horizontales le long de l'axe correspondant à l'orientation préférée des cellules.

Le *Tupaia belangeri* possède alors un système visuel hautement élaboré qui est bien mis en évidence de par sa manière de vivre dans la nature en grimpant aux arbres par exemple avec une agilité déconcertante semblable à celle des écureuils vivant sous nos contrées.

4. Remerciements

Ce travail a été financé par le Fonds National Suisse de la Recherche Scientifique (Projet No. 81FR-54690) et réalisé aux Etats-Unis dans le Département de Neurobiologie du Centre Médical de l'Université de Duke (Durham, NC) sous la conduite du Professeur Dr. David Fitzpatrick.

Résumé

Les tupaïas, qui sont des mammifères, font partie de l'ordre des Scandentia qui est une branche provenant de l'ordre des Archonta. Cette dernière forme une branche commune avec les primates. Le *Tupaia* possède un cerveau lissencéphalique avec un système visuel élaboré s'apparentant à celui des primates. Il devient alors un modèle fascinant pour l'étude du système visuel. La nature nous offre de nombreux paysages avec leurs montagnes, leurs forêts, ... etc. Notre cerveau détecte des formes, des contours. Ces formes peuvent être rectangulaires avec des orientations très variées qui sont détectées par des neurones spécifiques reconnaissant des orientations particulières (par exemple les branches d'un arbre peuvent être associées à un stimulus pour notre œil et donc notre cerveau). Cette étude montre qu'il existe bel et bien de tels neurones chez le *Tupaia belangeri*. Par exemple un neurone est activé par un stimulus vertical (90°), alors qu'un stimulus horizontal (0°) n'a aucun effet. Ce phénomène de spécificité à une orientation donnée est présente pour des neurones situés dans les couches superficielles du cortex visuel primaire (Area 17). De plus les neurones répondant à une même orientation d'un stimulus sont interconnectés, formant ainsi des connections horizontales. Ces types de connections s'étendent dans le cortex visuel primaire le long d'un axe dont l'orientation correspond à l'orientation du stimulus pour laquelle les cellules répondent (orientation préférentielle). Le *Tupaia belangeri* possède alors un système visuel hautement élaboré nécessaire pour grimper aux arbres comme le font les écureuils vivant sous nos contrées.

Summary

The tree shrews, which are mammals, belong to the order of Scandentia which is a branch coming from the order of Archonta. This last one forms a common branch with the primates. The tree shrew owns a lissencephalic brain with a well developed visual system similar to the primates'. So it becomes a fascinating model for the study of the visual system. The nature gives us numerous landscapes with their mountains, their forests, ... etc. Our brain detects the forms, the contours. These forms can be rectangular with varied orientations which are detected by specific neurons recognizing particular orientations (for example the branches of a tree can be associated with a stimulus for our eye and therefore our brain). This study shows that such neurons are very well present at the *Tupaia belangeri*. For example one neuron is activated by a vertical stimulus (90°), while a horizontal stimulus (0°) has no effect. This phenomenon of the orientation specificity is present for the neurons located in the superficial layers of the primary visual cortex (Area 17). Moreover, the neurons responding to a same stimulus orientation are interconnected, forming therefore some horizontal connections. These types of connections extent in the primary visual cortex along an axis whose orientation corresponds to the stimulus orientation activating the cells (preferred orientation). Thus the *Tupaia belangeri* owns a highly developed visual system which is necessary to climb on trees as the squirrels living under our parts of the country make it.

Zusammenfassung

Die Spitzhörnchen, die Säugetiere sind, gehören zu der Ordnung von Scandentia, die ein aus der Ordnung von Archonta stammender Ast ist. Diese Letzte bildet ein Ast gemeinsam mit den Primaten. Das Spitzhörnchen besitzt ein glattes Gehirn mit einem gut entwickelten visuellen System, das demjenigen der Primaten gleichartig ist. Es wird so ein faszinierendes Modell für das Studium des visuellen Systems. Die Natur gibt uns viele Landschaften mit ihren Bergen, Wäldern, ...uzw. Unser Gehirn spürt die Formen, die Konturen auf. Diese Formen können mit den sehr verschiedenartigen Orientierungen rechteckig sein, die von spezifischen eigentümliche Orientierungen erkennenden Neuronen aufgespürt werden (zum Beispiel können die Äste eines Baumes an einem Stimulus für unser Auge und also unser Gehirn vereinigt werden). Dieses Studium zeigt, dass solche Neurone beim *Tupaia belangeri* wirklich existieren. Zum Beispiel wird ein Neuron durch einen senkrechten Stimulus (90°) aktiviert, während ein horizontaler Stimulus (0°) kein effekt hat. Dieses Phänomen von spezifischer Eigentümlichkeit in einer gegebenen Orientierung existiert für die in den oberflächlichen Schichten des primären visuellen Cortex (Area 17) gelegene Neuronen. Ausserdem sind die auf eine gleiche Orientierung eines Stimulus antwortenden Neuronen miteinander verbunden, indem sie die horizontalen Verbindungen bilden. Diese typische Verbindungen laufen im primären visuellen Cortex eine Achse entlang aus, deren Orientierung der Stimulusorientierung entspricht, auf welche die Zellen antworten (vorzugsweise Orientierung). Das *Tupaia belangeri* besitzt also ein hoch entwickeltes visuelles System, das notwendig ist, um auf Bäume zu klettern, wie es die unter unseren Gegenden lebenden Eichhörnchen machen.

5. Bibliographie

- Bishop PO, Burke W, Davis, R (1962) The identification of single units in central visual pathways. J Physiol (Lond) 162:409-431.
- Blasdel GG (1992) Orientation selectivity, preference, and continuity in monkey striate cortex. J. Neurosci. 12:3139-3161.
- Blasdel GG, Fitzpatrick D (1984) Physiological organization of layer 4 in macaque striate cortex. J Neurosci 4:880-895.
- Bosking WH, Zhang Y, Schofield B, Fitzpatrick D (1997) Orientation selectivity and the arrangement of horizontal connections in tree shrew striate cortex. J Neurosci 17:2112-2127.
- Buettner-Janusch, J. (1966) Origins of Man: Physical Anthropology. New York: John Wiley.
- Butler, P.M. (1972) The problem of insectivore classification. In K.A. Joysey and T.S. Kemp (eds): Studies in Vertebrate Evolution. Edinburgh: Oliver and Boyd, pp. 253-265.
- Chung S, Ferster D (1998) Strength and orientation tuning of the thalamic input to simple cells revealed by electrically evoked cortical suppression. Neuron 20:1177-1189.

-
- Ferster D, Chung S, Wheat H (1996) Orientation selectivity of thalamic input to simple cells of cat visual cortex. *Nature* 380:249-252.
- Field DJ, Hayes A, Hess RF (1993) Contour integration by the human visual system: evidence for a local «association field.» *Vision Res* 33:173-193.
- Gilbert CD, Wiesel TN (1989) Columnar specificity of intrinsic horizontal and corticocortical connections in cat visual cortex. *J Neurosci* 9:2432-2442.
- Gregory, W.K. (1910) The orders of mammals. *Bull. Am. Mus. nat. Hist.* 27:1-524.
- Gregory, W.K. (1913) Relationship of the Tupaiidae and of Eocene lemurs, especially *Notharctus*. *Bull. geol. Soc. Am.* 24:247-252.
- Haeckel, E. (1866) *Generelle Morphologie der Organismen: Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformierte Descendenz-Theorie* (2 vols.). Gregor Reimer: Berlin.
- Hawken M, Parker AJ (1984) Contrast sensitivity and orientation selectivity in lamina IV of the striate cortex of old world monkeys. *Exp Brain Res* 54:367-372.
- Hubel DH, Wiesel TN (1962) Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex. *J Physiol (Lond)* 160:106-154.
- Hubel DH, Wiesel TN (1977) Ferrier lecture: Functional architecture of the macaque monkey visual cortex. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B.* 198:1-59.
- Humphrey AL, Norton TT (1980a) Topographic organization of the orientation column system in the striate cortex of the tree shrew (*Tupaia glis*). I. Microelectrode recording. *J Comp Neurol* 192:531-547.
- Humphrey AL, Skeen LC, Norton TT (1980b) Topographic organization of the orientation column system in the striate cortex of the tree shrew (*Tupaia glis*). II. Deoxyglucose Mapping. *J Comp Neurol* 192:531-547.
- Le Gros Clark, W.E. (1924) On the brain of the tree shrew (*Tupaia minor*). *Proc. Zool. Soc. London* 1053-1074.
- Le Gros Clark, W.E. (1959) *The Antecedents of Man*. (NB. this book was reissued in 1962 and 1971, but with only minor changes from the definitive 1959 edition). Edinburgh: University Press.
- Lyon, M.W. (1913) Tree shrews: an account of the mammalian family Tupaiidae. *Proc. U.S. natn. Mus., U.S.A.* 45:1-188.
- Malach R, Amir Y, Harel M, Grinvald A (1993) Relationship between intrinsic connections and functional architecture revealed by optical imaging and *in vivo* targeted biocytin injections in primate striate cortex. *Proc Natl Acad Sci USA* 90:10469-10473.
- Martin, R.D. (1990) Are tree-shrews primates? In Chapman and Hall (eds): *Primate Origins and Evolution. A phylogenic reconstruction*. London, pp. 191-209.
- Mooser, F., Spor, G., Bosking, W.H., Fitzpatrick, D. (2000) Response properties of layer 2/3 and layer 4 neurons in tree shrew striate cortex: Physiological correlates of collinear connections. *Soc Neurosci Abstr* 26:141.
- Mooser, F., Spor, G., Bosking, W.H., Fitzpatrick, D. (2002) Physiological correlates of collinear connections in layer 2/3 and comparison with response properties of layer 4 neurons in tree shrew striate cortex. 34rd Meeting of the USGEB, Lugano (Switzerland) (Poster + oral presentation).
- Napier, J.R., Napier, P.H. (1967) *A Handbook of Living Primates*. London: Academic Press.

-
- Nieuwenhuys, R., Ten Donkelaar, H.J., Nicholson, C. (1998) The Central Nervous System of Vertebrates. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.
- Reid RC, Alonso JM (1995) Specificity of monosynaptic connections from thalamus to visual cortex. *Nature* 378:281-284.
- Steele, D.G. (1973) Dental variability in the tree shrews (Tupaiaidae). *Symp. 4th Int. Congr. Primatol.* 3:154-179.
- Tanaka K (1983) Cross-correlation analysis of geniculostriate neuronal relationship in cats. *J neurophysiol* 49:1303-1318.
- Weber, M. (1928) *Die Säugetiere: Einführung in die Anatomie und Systematik der recenten und fossilen Mammalia*, Vol. 2: Systematischer Teil (2nd edition). Gustav Fischer Verlag: Jena.